

СИГНАЛЬНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ¹

М. Е. Лобанев

Современное естествознание отмечает две юбилейные даты — 150 лет с момента выхода в свет «Философии зоологии» Ж. Ламарка и 100-летие «Происхождения видов» Ч. Дарвина — трудов, составивших эпоху в развитии биологии. К ним необходимо добавить еще одну, а именно: выход в свет в 1949 г. работы И. П. Павлова: «Естествознание и мозг». Хотя она и не отмечается официально, но, вероятно, настанет время, когда это произведение наряду с рефракторной теорией будет признано новым этапом в познании эволюции животных.

Идея эволюции видов формировалась длительное время, она обязана творческим порывам многих поколений натуралистов. Однако только теория Дарвина приобрела общественное значение в силу того, что в ней были определены основные факторы эволюции: изменчивость, наследственность и отбор. И вся последующая история развития дарвинизма была связана с изучением именно указанных факторов, точнее процессов. Изучением последних мы обязаны экспериментальной биологии в целом и в особенности генетике, физиологии, цитологии и эмбриологии, раскрывшим многие тайны процесса эволюции.

Однако проблема эволюции до сих пор испытывает недостаток физиологических исследований механизмов материальной и функциональной преемственности между поколениями.

В данном сообщении я хочу рассмотреть некоторые стороны процесса наследственности в физиологическом аспекте, в частности осветить значение условного рефлекса как особого механизма, обеспечивающего функциональную преемственность в поколениях. Для этого предварительно следует определить место и назначение условного рефлекса в процессе микроэволюции.

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС И МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ЖИВОТНЫХ

Общепризнано, что основные моменты процесса отбора являются общими для эволюции всех живых существ. Однако конкретное осуществление его на разных филогенетических уровнях и в разных направлениях филогенеза может протекать специфическим образом. Очевидно, что роль приобретаемых в индивидуальной жизни и врожденных адаптивных реакций в процессе отбора не может быть одинаковой у микроорганизмов, растений и животных. Главное прогрессивное направ-

¹ Доклад, прочитанный 1 декабря 1959 г. на сессии Ленинградского университета, посвященной 100-летию выхода в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина.

ление в филогенезе характеризуется увеличением роли онтогенетических адаптивных реакций, достигающих нового качественного значения у животных, обладающих свойством образовывать временные связи.

Процесс адаптации можно разделить на субстанциональную адаптацию, характеризующую свойство белков и протоплазмы изменяться в соответствии с требованием системной адаптации, свойственной целым системам: клетке, ткани, органу и целому организму. Однако системная адаптация у одноклеточных и многоклеточных организмов может осуществляться различным образом. Вероятно, она в первую очередь зависит от эволюционно сложившихся механизмов координации функций организма и реакции внешней среды. Так, у животных, способных образовывать временные связи, возникает активная форма адаптации в виде анализа и синтеза внешней и внутренней среды. На основе временной связи животные приобрели механизм активного выбора внешней среды по сигналам. Благодаря этому у животных возросла роль индивидуального опыта в процессе отбора. Этот вид адаптации является качественно новым, высшим, поскольку индивидум способен активно по сигналам избирать адаптивную среду.

Без возникновения такой системы адаптации в эволюции животных нельзя было бы представить, как на это указывали Ч. Дарвин и И. П. Павлов, качественный скачок — появление человека с его второй сигнальной системой, благодаря которой слово становится адекватным раздражителем.

Приоритет идеи о значении психического фактора в эволюции животных принадлежит Ламарку, но она была отвергнута биологами, поскольку с помощью этого психического фактора он объяснял целесообразность эволюции. Наиболее точное определение значения психического фактора в эволюции дал А. Н. Северцов в брошюре «Эволюция и психика». Касаясь наследственности и психики, он писал: «Наследственной является только известная высота психики и способность к определенным действиям, но самые действия не предопределены наследственно и могут быть крайне разнообразными» (1922, стр. 30).

Открытие И. П. Павловым условного рефлекса как процесса специально индивидуального приспособления животных внесло в понимание роли «психического фактора» в эволюции животных физиологическое содержание. Само возникновение временной связи — условного рефлекса — у животных, ее усовершенствование является следствием эволюции. Но одновременно условный рефлекс, возникнув в процессе отбора как специальный механизм индивидуального приспособления, сам становится средством эволюции. Условный рефлекс обеспечил переход от пассивной формы приспособления к активному выбору среды соответственно опыту, приобретенному в индивидуальном развитии.

Какие же процессы индивидуального приспособления осуществляются с помощью механизма условного рефлекса?

Во-первых, приобретение в онтогенезе условных связей с реальной действительностью, что обеспечивает животному анализ и синтез факторов внешней среды и активный выбор оптимальных условий для своего существования по данным сигналам.

Во-вторых, своевременная информация через сигналы о приближающихся событиях во внешней и внутренней среде организма, что обеспечивает животному возможность осуществить «профилактические» адаптивные реакции и подготовить адекватным образом функциональное состояние организма.

В-третьих, функциональная преемственность между поколениями: родителями и потомством, членами сообщества или стада, а для чело-

века — преемственность цивилизации. Об этом более подробно будет сказано позднее.

Очевидно, что эти механизмы высшей нервной деятельности организма, создаваемые отбором, становятся отрицанием его «всемогушей» роли в жизни индивидуума. Возникновение условного рефлекса обеспечило возрастание роли индивидуального приспособления или, по выражению И. И. Шмальгаузена, «легко обратимых адаптаций» в процессе эволюции позвоночных. «В этой быстрой приспособляемости поведения и выражается максимальная активность высших животных» (1946, стр. 368). Поведение, как приспособление целого организма, является высшей формой активной адаптации.

Анализируя с этих позиций значение условного рефлекса, мы видим, что с помощью его механизма организм может диаметрально менять свои реакции на одни и те же факторы среды, сочетая и мобилизуя необходимые внутренние адаптивные процессы в ответ на реальное и ожидаемое событие во внешней среде.

На основе механизма временной связи животное в течение онтогенеза с момента рождения, а в ряде случаев еще в эмбриогенезе, как сложный ком, способно увеличивать эти связи, превращая их в системы, адекватные складывающимся внешним условиям. Поэтому один и тот же вид животного может быть «светолюбимым» и «темнолюбимым», «холодолобимым» и «теплолюбимым», т. е. предпочитать иногда совсем противоположные колебания факторов среды в зависимости от сложившейся в онтогенезе стереотипа. Если животное является хищником — питается «светолюбными» формами животных, то оно становится также «светолюбным», и оно становится «темнолюбимым», если жертва темнолюбива.

Объяснить эту динамику смены поведения организма генотипически обусловленной «нормой реакции» на действие противоположных факторов трудно, и вряд ли в этом есть необходимость. Последствия «нормы реакции» может обусловить свойства основных нервных процессов — возбуждения и торможения, обеспечивающих возможность быстрой смены поведения, анализа и синтеза факторов внешней и внутренней среды.

Так, личинки осетровых в стадии желточного мешка, т. е. с желтым (пассивным) питанием, «темнолюбивы» — избегают света и предпочитают темноту. Эту реакцию можно рассматривать как врожденную. Но после перехода к активному питанию мелкими ракообразными, имеющими положительный фототаксис, мальки становятся светолюбными. Однако, если кормление их сочетать с темнотой, то те же личинки и мальки остаются «темнолюбивыми». Реакция хищника на свет будет зависеть от совпадения во времени реакции на свет жертвы и уровня пищевой возбудимости хищника.

Известно, что куры обладают дневным зрением. Но если с раннего онтогенеза, с момента вылупления из яйца сочетать кормление цыплят с сумеречным освещением (6—8 лк), то впоследствии взрослые куры сохраняют двигательную и пищевую активность при слабой интенсивности освещения в 1 лк, т. е. в темноте (Савватеев, 1959).

Эти примеры, а число их можно значительно умножить, говорят об огромных «резервах» приспособляемости животного организма через условный рефлекс.

Наличие основных нервных процессов — возбуждения и торможения и других свойств нервной деятельности позволяет организму создавать динамические стереотипы, благодаря которым организм может избегать элиминирующие факторы.

Половой условный рефлекс занимает особое место в процессе естественного отбора и микроэволюции, поскольку он может играть роль фактора изоляции, нарушающего панмиксию у животных.

Обычно в анализе генетики популяций животных исходят из положения, что при панмиксии все члены популяции или сообщества, не имеющие никаких физических факторов изоляции, обладают равной вероятностью для встречи двух противоположных полов. При этом хотя и допускается роль физиологического фактора изоляции в виде нескрещиваемости, однако роль условного рефлекса в нарушении панмиксии не принимается в расчет. На самом деле условный рефлекс играет значительную роль в подборе скрещивающихся пар. Групповая изменчивость по окраске, запаху, двигательной активности, голосовому рефлексу, уровню полового возбуждения и др. может приводить к закономерному нарушению панмиксии в силу избирательного спаривания, вызванного образованием под влиянием условного рефлекса между определенными группами полов. При этом очевидно, что само образование того или иного подового условного рефлекса не является наследственным.

Важную роль в микроэволюции играет условный рефлекс на время. Условный рефлекс на время в процессе активной адаптации имеет пищевое и оборонительное значение. Некоторые виды бабочек drastically изменяют активность в светлые дни, когда охотятся за ними птицы, пауки и др. и покоя. А в утренние и вечерние часы, когда птицы активны, бабочки находятся в состоянии покоя. Вероятно, данная периодичность является прямым последствием обусловленности, так как до сих пор еще нет доказательства наследственной обусловленности суточного ритма у животных, хотя косвенно, через врожденную реакцию на внешних факторов среды, он детерминирован (Лобашев и Савватеев, 1959).

У члеников образуется условный рефлекс на период морского отлива, когда они питаются животными, оставшимися на литорали после спада воды. Этот рефлекс на время двигательной пищевой активности сохраняется весьма продолжительно и в неволе, но он также прямо и последовательно не обусловлен.

Условный рефлекс на время регламентирует сроки биологической активности каждого из членов (видов) сообщества животных и тем самым как бы расширяет пространство во времени, устраняя перекрещенность членов сообщества в одной экологической нише. Благодаря этому увеличиваются возможности поддержания высокой численности популяции и сохранения темпов ее дифференциации.

Нельзя не отметить еще очень важную особенность условного рефлекса в обеспечении активной адаптации животных. Речь идет о том, что онтогенетическая адаптация животного организма к безусловному действию внешнего агента вырабатывается скорее и прочнее, если его влияние сочетается по механизму временной связи (Лобашев, 1957). Так, например, в опытах Головачева (1959) на две группы цыплят ежедневно в течение 6 месяцев действовали сильным звуковым раздражителем (около 90 дб). Но в одном случае звук применялся без пищевого подкрепления — изолированно, а в другом он сочетался с дачей пищи по механизму временной связи. Возникающая при этом адаптация к звуку у этих двух групп кур оказывается качественно различной: в той, где звук становился положительным условным раздражителем, он спустя год вызывал пищевую реакцию у кур, в другой тот же звук приводил к сонному торможению. Кроме этого, в первом случае у животных происходит значительное усиление возбудительного процесса (тренировка), во втором — скорее наоборот — его ослабление.

Сходная картина имеет место при адаптации зрения к темноте у кур. Такие опыты проведены в нашей лаборатории Савватеевым (1959).

На основании этих исследований мы сформулировали положение о том, что механизм временной связи качественно изменяет направление и скорость функциональной онтогенетической адаптации к безусловному действию агентов (Лобашев, 1957). Механизм временной связи как бы увеличивает размах нормы реакции онтогенетических функциональных адаптаций, чем способствует повышению роли индивидуального приспособления и в какой-то мере выводит организм из-под контроля элиминирующих факторов.

Возникает кажущаяся коллизия в отношении понимания того, каким образом условный рефлекс, т. е. адаптивная реакция или динамический комплекс таковых, не будучи наследственно детерминированы, приобретают значение фактора филогенеза. Для объяснения этого существует две точки зрения. Первая принадлежит физиологам, которые исходят из того, что некоторые условные рефлексы, при сохранении условий, вызвавших их образование, в ряду поколений могут переходить во врожденные, безусловные рефлексы. Такой точки зрения придерживаются Н. П. Павлов, К. М. Быков, Э. Ш. Айрапетьянц, Д. А. Бирюков и др.

Вторая точка зрения — «генетическая», отрицающая наследование (в обычном смысле этого слова) условных рефлексов. С нашей точки зрения, условные рефлексы надо рассматривать как специальный механизм онтогенетической адаптации. Условный рефлекс является механизмом специально индивидуального приспособления, а наследственно обуславливается лишь механизм замыкания временных связей.

Однако точка зрения физиологов могла бы быть принята, если бы реально было доказано наличие «стабилизирующего отбора» (по Шмальгаузену, 1946). Отбор в ряду поколений определенного условного рефлекса (как фенотипической адаптации), вырабатываемого в ряду генераций, под покровом адаптивного фенотипа мог бы путем подбора модификаторов фиксировать данный рефлекс наследственно, генотипически. В таком случае в ряду поколений условный рефлекс при помощи отбора может закрепиться наследственно и перейти в безусловный. Но для такого заключения пока также нет ни одного достоверного экспериментального факта. Если строго следовать научным фактам, то проблема филогенетической фиксации условных рефлексов остается открытой.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Механизм временной связи выполняет не только функцию активного индивидуального приспособления, но и наследования: функциональной передачи опыта, информации от одного поколения к другому, от родителей к потомству, от одного члена сообщества другим его членам. Эта особенность условного рефлекса почему-то недостаточно привлекала внимание эволюционистов.

Между тем возникновение механизма временной связи в развитии животных создало качественно новый тип наследования, и сам термин в этом случае можно не ставить в кавычки, если наследование понимать как механизм материальной и функциональной преемственности онтогенетических адаптивных реакций между поколениями. При этом я имею в виду сигнальный контакт между поколениями и членами сообщества через образование имитационного условного рефлекса, условного рефлекса второго порядка. Вопрос о роли «обучения» животных в эволюции с давних пор поднимался в естествознании. Не ускользнуло это явление

и от внимания Дарвина. Однако понимание значения роли функциональной преемственности между поколениями как особого фактора в эволюционном процессе стало возможным благодаря рефлекторной теории И. П. Павлова.

В самом деле, условнорефлекторная (сигнальная) преемственность между поколениями животных осуществляется: 1) через контакт новорожденного с родителями и 2) через контакт с членами сообщества в стаде, однородной популяции, неродственной и родственной группе особей. Такая преемственность существует между поколениями в приобретении определенных, биологически выгодных условнорефлекторных реакций.

Достижение половозрелости организмом свидетельствует о наличии у него определенного комплекса условных приспособительных рефлексов. При выкармливании потомства родительские формы передают приобретенные ими в онтогенезе условные связи новому поколению. Этим путем не только поддерживается функциональная преемственность между поколениями, но она расширяется и усложняется в ряду поколений. Если же отсутствует контакт между родителями и потомством, то последнее лишается многих условных рефлексов, приобретенных предыдущим поколением, и имеет меньше шансов выжить. На многих примеров подобного рода приведем некоторые, из наших наблюдений и опытов, а также литературных данных.

От утки выведенная утят и воспитанная их только в течение суток, утятка были опыты, а затем к ней подсажена группа инкубаторных утят. Оказалось, что все сигналы утки — пищевые и оборонительные — не имели никакого значения для инкубаторных утят. Утки надрылались от крика, подбегая к каждому утенку, но они разбегались в стороны. Это была тяжелая «драма» взаимной непреемственности между родителями и потомством. Если бы нарушение сигнальной, условной связи продолжалось по каким-либо причинам несколько суток, то утятка должны были бы погибнуть.

Другой пример. Полудикая утка (ночная кряква), выращенная в водоеме, вывела утят, после чего сразу же была переведена с ними в вольеру. В вольере стояла кормушка с сухим кормом, но утятка долго не брали корм. Тогда на расстоянии 1,5 м от корма был установлен тазик с водой, но и после этого утятка все же не брали корм. Вскоре наблюдалась следующая картина: утка делает быстрое движение от кормушки к тазу с водой и опускает клюв в воду, и такие движения она ритмично повторяет несколько раз. Вслед за этим утятка в порядке подражательного рефлекса начинают бегать вслед за уткой и воспроизводить ее движения. И в конце концов на наших глазах у утят в этой новой для них обстановке вырабатывался условный рефлекс на связь сухой пищи с водой.

В опытах Плетнева наблюдался следующий факт. Накормленный цыпленок с полным зобом среди накормленной группы цыплят корм не брал, так как у него была понижена пищевая возбудимость. Когда же этот цыпленок подсаживался к голодной группе цыплят и тем давался корм, то сытый цыпленок вновь ел. Следовательно, повышение пищевой возбудимости у накормленного цыпленка возникло под влиянием общего повышения пищевой двигательной активности в стаде. Это возможно было при условии образования стадного пищевого условного рефлекса, где условным раздражителем является само стадо, его поведение.

Сообщество животных с выработанным стереотипом поведения играет роль резерва взаимного обогащения организмов адаптивными реакциями.

В исследовании А. Н. Промптова (1947) и Е. В. Лукиной (1957) было показано, что канарейки не способны клювом разрывать сухие стручки китайской капусты и таким образом добывать семена. Но если молодые канарейки выращиваются вместе со щеглами и чижами, способными это осуществлять, то они «перенимают» адаптивные движения этих птиц разрывать стручки и добывать семена; в этом случае канарейки приобретают новую адаптивную реакцию. Тем же авторам удалось вырастить жаворонка, поющего канарейкой. При совместном воспитании обыкновенного воробья с канарейками даже у воробья удалось получить трели в период весеннего возбуждения.

Проблема функциональной, условнорефлекторной преемственности адаптивных реакций между поколениями в еще большей степени имеет значение у млекопитающих, где период выкармливания и заботы о потомстве более длителен, чем у других животных. Здесь я не буду останавливаться на фактах подобного рода, известных из работ Кряжева (1955), Штодина (1947), Воронина (1947) и др. Оценка работ по имитационным рефлексам дана также в высказываниях Л. А. Орбели (1949) по поводу явления «артист—зритель».

Можно предполагать, что одна из конкретных причин возникновения незрелорождающихся у высших позвоночных в эволюции обязана нарастающей роли условного рефлекса. Последний обеспечивает не только индивидуальное приспособление, но и преемственность между поколениями и членами стада или сообщества.

По данным Промптова (1947), у вытупляющихся на более ранней стадии птенцовых птиц имитационные свойства, т. е. подражательные рефлексы, оказываются выше, чем у выводковых, вытупляющихся более зрелыми. Возможно, что и млекопитающие своими быстрыми темпами прогрессивной эволюции обязаны были не в последнюю очередь именно «сигнальной наследственности», передающей адаптивные реакции следующему поколению через механизм условного рефлекса.

Рассмотрим эволюцию поведения другого филогенетического ряда — беспозвоночных. В частности, у общественных насекомых мы также видим этот тип наследственности. Ярким примером этого являются следующие факты.

Пчела-разведчица, встретившая источник взятка — нектар в поле, возвращаясь в улей, передает нектар пчелам, сидящим на сотах. Опытами Н. Г. Лопатиной (1955) в нашей лаборатории было показано, что пчелы, принявшие нектар, сразу вырабатывают условный рефлекс на запахах тех цветов, с которых прилетела разведчица.

Как установил Фриш (1955), с помощью танца и его направления (по углу солнца) пчелы, контактирующие с танцующей разведчицей, «информируются» о направлении полета от улья к месту расположения нектара. А образованный условный рефлекс на запахах позволяет пчеле еще до вылета из улья определить тот запах цветов, где имеется богатый взятки. Следовательно, образующийся условный рефлекс через контакт у пчел на сотах в улье обеспечивает им ориентацию в пространстве и организует деятельность как внутри улья, так и вне улья. Условный рефлекс оказывается средством осуществления общественной жизни пчелы.

Каков же механизм сигнальной наследственности, обеспечивающий информацию между поколениями и членами сообщества, стада? Мы уже говорили, что таким механизмом является временная связь. Новорожденное животное сначала накапливает «личный» опыт путем выработки элементарных условных рефлексов на контактное действие раздражителей. Затем, по мере формирования основных нервных процессов — воз-

буждения и торможения, их концентрации, а также по мере развития дистантных анализаторов (зрительного, слухового, обонятельного), расширяется анализ и синтез внешней среды. В поведении животного складывается определенный стереотип—опыт. В сложившийся стереотип, в систему взаимосвязанных условных рефлексов включаются не только физические факторы среды, но и реакции членов семейства, сообщества животных. В тех случаях, где нет контакта между родительским поколением и потомством (из птиц—у кукушки, у большинства рыб, у амфибий и рептилий) роль сигнальной наследственности должна быть ограничена и может осуществляться через приобретенный «стадный стереотип». Приобретаемый опыт—стереотип поведения стада—можно рассматривать как адаптивный резерв данной микропопуляции. Стадный стереотип поведения является физиологическим механизмом существования самого стада, возникающего в силу того, что рождение животных или вылупление личинок часто осуществляется из кладок одновременно, на узкой территории; кроме того, у этих животных имеется и сходные врожденные (безусловные) рефлексы.

В тех случаях, где имеется контакт между родительским и дочерним поколением, значение сигнальной наследственности в накоплении индивидуально приобретаемых приспособительных реакций вряд ли может вызывать сомнение. Благодаря этой наследственности закодированный в онтогенезе стереотип поведения в родительском поколении передается дочернему через «выразительные» и внешние условные рефлексы, а также условные рефлексы второго порядка.

Молодое животное, изолированное от контактов с родительским поколением или членами своего вида, оказывается с ограниченными адаптационными возможностями.

В собственном смысле слова сам «опыт»—стереотип поведения не является наследственно закрепленным. Он складывается у животных в онтогенезе. Однако архитектоника нервной системы, обеспечивающая замыкание временной связи, т. е. безусловные рефлексы, на базе которых осуществляется условнорефлекторная деятельность, должны эволюционировать путем наследственного закрепления в ядерном и цитоплазматическом аппарате половых клеток. Филогенетический путь развития нервной деятельности определяется естественным отбором мутационных изменений, или, точнее, отбором генотипов. Вероятно, закрепление последних идет по характеристике основных нервных процессов возбуждения и торможения, их подвижности и уравновешенности, а также по рецепции безусловных раздражителей, определяющей качество и силу раздражителя, создающего начальный источник первого импульса.

Сигнальная наследственность может намного опережать генеративную наследственность. Темпы эволюции первой, вероятно, иные, чем второй, так как накопление индивидуального опыта может осуществляться значительно быстрее. Молодое потомство, включая в свой стереотип родительский жизненный стереотип, может тренировать свойства своей высшей нервной деятельности. Иногда это приводит к ложному впечатлению о генетической природе психических свойств. Вероятно, этим можно объяснить те факты наследования свойств высшей нервной деятельности млекопитающих, где наследование идет по материнской линии и наблюдается отсутствие такого наследования по мужской линии, если самец не принимает участия в воспитании потомства.

Сигнальная наследственность для понимания развития человека и его цивилизации приобретает особое значение, так как ее положения полностью опровергают наличие расовых различий духовных свойств человека. Возникновение речи, слова как «сигнала сигналов» могло

создать наиболее благоприятные условия для прогресса и возрастания роли именно сигнальной или, как ее можно еще назвать, условной наследственности, обеспечивающей преемственность опыта между поколениями и членами общества на основе физиологического механизма временной связи.

Я полагаю, что детальное исследование сигнальной наследственности может приоткрыть новые горизонты в понимании физиологии эволюционного процесса.

SIGNAL INHERITANCE¹

M. E. Lobashev

The role of conditioned reflex in the process of the natural selection and in the transmission to the progeny of the individual experience is analysed.

The origin of the mechanism of conditioned reflex in animals is considered to be the means of their active adaptation to the environment and of the co-ordination of the adaptive functions of the organism.

On the other hand, the conditioned reflex is regarded as a process providing the information and the transmission of the information as well as the individual experience and the adaptive responses of behaviour from generation to generation. Such transmission of the adaptive responses of behaviour to the subsequent generations and to the other members of a community is achieved by means of the formation of the conditioned reflexes of the second order, of the chains of reflexes and of the imitative reflexes.

The term "signal inheritance" is proposed by the author to designate this phenomenon, i. e. the transmission of the experience by means of conditioned signals.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамetskyan Э. И. 1949. Ж. общ. биологии, 10, 5: 386.
Воронин Л. Г. 1947. Физиол. ж., 33, 2: 373.
Головачев Г. Д. 1953. Ж. высш. нерв. деят., 9, 4: 646.
Кряжев В. Я. 1955. Высшая нервная деятельность животных в условиях общения. М., Медгиз: 232.
Лобашев М. Е. 1957. В сб.: «Вопросы физиологии высших животных». Тр. I и II совещаний. М.—Л., Изд. АН СССР.
Лобашев М. Е. и В. Б. Савватеев. 1959. Физиология суточного ритма животных. М.—Л., Изд. АН СССР: 258.
Лопатина Н. Г. 1955. Ж. общ. биологии, 1: 307.
Лукина Е. В. 1957. «Природа», 4: 34.
Орбели Л. А. 1949. Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., Изд. АН СССР: 788.
Павлов И. П. 1909. Естественное и мозг. Полн. собр. соч., кн. I. М.—Л., Изд. АН СССР, 1951: 113.
Промитов А. Н. 1947. Физиол. ж., 33, 5: 595.
Савватеев В. Б. 1959. Тезисы докл. II Совещания по экологич. физиол. М.—Л., Изд. АН СССР: 93.
Северцов А. Н. 1922. Эволюция и психика. Изд. М. и С. Собакинковых.
Фриш К. 1955. Пчелы и их зрение, обоняние, вкус и язык. М., Изд-во иностр. лит.: 141.
Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. М.—Л., Изд. АН СССР: 357.
Штолин М. П. 1947. Тр. Ин-та эвол. физиол. и патол. высш. нервн. деят. им. акад. И. П. Павлова, 1: 171, 183.

¹ A lecture delivered on December 1 1959 at the Scientific Session of the Leningrad State University dedicated to the centenary of the publication of the «Origin of Species» by Charles Darwin.